УДК 595.324

Н. Н. Смирнов

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ В СССР

Исследования ветвистоусых ракообразных начались в России работами С. Фишера и продолжались другими авторами (Ульянин, Пенго, Матиль, Чугунов, Верещагин, Кейзер, Рылов, Вейсиг, Шиклеев, Мухамедиев, Мяэметс и др.) *. Кладоцер Средней Азии и Каспийского моря, в особенности полифемоидей, изучал Г. О. Сарс. Вклад А. Л. Бенинга в изучение кладоцер с 1912 по 1941 гг. подытожен в книге «Кладоцера Кавказа» (Бенинг, 1941). Обширные данные по фаунистике и экологической физиологии кладоцер были получены до 1960 г. Ф. Д. Мордухай-Болтовским и Н. С. Гаевской. В 1964 г. был опубликован определитель ветвистоусых ракообразных СССР Е. Ф. Мануйловой.

Последующие исследования проводились в значительной мере по программе, разработанной автором с целью выяснения происхождения, морфологических предпосылок образа жизни и разработки систематики этих массовых ракообразных. Одно из первых мест в этой программе заняло исследование конечностей как структур, выполняющих существенные жизненные функции (Смирнов, 1963—1965). Все эти работы развивались во взаимосвязи с зарубежными.

Обнаружение и описание головных пор (Frey, 1959, 1962) в дальнейшем привело к интенсивной разработке систематики ветвистоусых, в особенности хидорид. Примерно в то же время началась публикация серии функционально-морфологических исследований (Fryer, 1962, 1963, 1968, 1974). Наряду с биопродукционным и индикаторным значениями еще одним поводом интенсификации изучения кладоцер стало обнаружение их обильных остатков в донных отложениях континентальных водоемов. Необходимость определять видовую принадлежность скелетных фрагментов при изучении истории зооценозов способствовала разработке морфологии и систематики кладоцер (Frey, 1964; Смирнов, 1984). При этом в ряде стран были опубликованы определители кладоцер (ФРГ, ГДР, Румыния, Италия, Франция, Китай, Новая Зеландия).

Разработка систематики отряда в значительной степени затруднялась тем, что виды описывались разными авторами в разное время и с разной подробностью. В последнее время введены новые таксономические признаки, изменившие представления о границах и объеме видов. В результате этого многие сводки и определители стали непригодными. К настоящему времени произведены ревизии семейств Chydoridae, Macrothricidae, Moinidae (Goulden, 1968; Смирнов, 1971, 1976), Sididae, Holopedidae (частично опубликовано Н. М. Коровчинским в 1978—1985 гг.), Polyphemidae, Cercopagidae, Podonidae, Leptodoridae. Изучены различные стороны жизни хищных кладоцер (Мордухай-Болтовской, 1962; Буторина, 1972; Зозуля, 1976; Кузичкин, 1977). Род *Daphnia* изучен в Евразии (Глаголев, 1985), Северной Америке (Brooks, 1957; Brandlova et al., 1972), Австралии (Hebert, 1977, 1983).

В настоящее время известно до 460 видов и ежегодно описываются несколько новых (таблица). В связи со слитностью сегментов тела, значительной олигомеризацией и вообще с малым числом придатков у ветвистоусых осталось сравнительно ограниченное число видовых признаков. Нет ни одного признака, который присутствовал бы у всех видов

* Библиографические данные о работах, цитированных в статье, но отсутствующих в списке литературы, можно найти в монографиях Н. Н. Смирнова (1971, 1976 а, 1984 б).

кладоцер. Система ветвистоусых строится на основе особенностей их общей морфологии, строения и положения конечностей, на крупных адаптивных чертах, а также с учетом структур, функциональное значение которых известно лишь отчасти или совсем неизвестно (головные поры). Новые данные о головных порах и торакальных конечностях значительно уточнили систематику кладоцер, мотивировали выделение ряда родов и обосновали представления о родственных отношениях таксонов.

На основе обработки отечественных и зарубежных коллекций выполнены обзоры региональных фаун кладоцер, например Волги (Смирнов, 1963, 1971, 1976), Украины (Радзимовский, 1979, 1980, 1982а, 1983, 1984), оз. Байкал (Васильева, Смирнов, 1969, 1975, 1978; Смирнов, 1971, 1984), Казахстана (Ибрашева, Смирнова, 1983), Австралии (Smirnov, Timms, 1983; Смирнов, Тимз, 1984), р. Ньямунда (приток Амазонки) (Brandorff, Koste, Smirnov, 1982), Перу (Р. С. Вальдивия Виллар, 1985; Valdivia, 1985), Ирака (Khalaf, Smirnov, 1976), Никарагуа (обрабатывается Н. Н. Смирновым).

В результате исследования региональных фаун уточнены ареалы семейств и родов. В фаунах континентов установлены новые роды, например *Pseudosida, Monospilus, Euryalona, Oxyurella, Dadaya, Kurzia* в Австралии, *Anchistropus* в Южной Америке (Смирнов, 1985). Видовое разнообразие семейств по континентам представлено в таблице. Африка остается наименее изученной. Эти данные способствуют выяснению центра происхождения кладоцер, дифференцировавшихся, вероятно, не позже юрского периода, когда существующие ныне материки уже разошлись (Ушаков, Ясаманов, 1984).

При изучении популяций близких форм из различных местонахождений (Frey, 1973; Коровчинский, 1979, 1982 а, б) уточнены представления о виде и видообразовании кладоцер.

Морфологические аспекты исследования образа жизни кладоцер касаются прежде всего детального изучения конечностей как объектов сравнительной и экологической морфологии. Подтвержден анцестральный характер признаков *Acantholeberis* и других макротрицид, а также придонных хидорид. Вообще придонный образ жизни для кладоцер, по-видимому, является первичным (Woltereck, 1919; Fryer, 1974). Выяснение морфологических адаптаций, определяющих образ жизни, выявило пределы пластичности отдельных гомологических структур, наличие параллелизма последних в разных группах (Смирнов, 1966, 1968, 1971, 1972).

Кладоцеры обладают сравнительно немногочисленными структурами. На преимущественно неразличимых сегментах имеются 9—10 пар конечностей. Движение и добывание пищи выполняются с помощью примерно 200 щетинок, расположенных на конечностях в виде функционально однородных групп. Несмотря на кажущуюся запутанность щетинок торакальных конечностей, каждая из щетинок выполняет определенную задачу и взаимодействует с другими структурами (Смирнов, 1968, 1971).

Приложение представлений о функциональных единицах и морфофункциональных типах (Van der Klaauw, 1948; Стриганова, 1966; Смирнов, 1968, 1971) к кладоцерам позволило выделить у них функциональные единицы по составу и по способу выполнения однотипных функций. Виды кладоцер группируются в морфо-функциональные типы (Смирнов, 1973) по принципиальным особенностям этих функциональных единиц, в аспекте топических и трофических адаптаций. Виды кладоцер очень различны по степени морфологической дифференцированности.

Изучение репродуктивных адаптаций кладоцер А. В. Макрушиным (публикации 1966—1985 гг.) составило самостоятельное направление.

Ветвистоусые ракообразные населяют разнообразные водоемы (иногда влажные сухопутные субстраты) — пресные, морские, ультрагалинные (до 97 ‰). Они плавают над грунтом, живут на нем, закапываются в него, бегают по поверхности растений, плавают между ними, обитают

в пелагиали, гипонейстоне и т. д. Один из видов рода *Alona* живет в скоплениях воды на бромелиевых в Никарагуа. Питаются эпифитными или планктонными водорослями, детритом, *Gymnomera* — в основном хищники, виды рода *Anchistropus* — эктопаразиты гидр. *Pseudochydorus globosus* питается трупами кладоцер (Fryer, 1968).

Во многих случаях образ жизни сопряжен с теми или иными морфологическими особенностями. Однако разнообразие структур намного превышает ограниченное число функций. Напротив, сходные виды нередко ведут разный образ жизни, например, *Chydorus sphaericus* — пелагический, а *Ch. gibbus* — придонный, тропические виды *Bryospilus* только ползают по мокрым (надводным) субстратам (Frey, 1980), остальные же Aloninae хорошо плавают. Очевидно, что для обитания в пресной *(Sida crystallina)* или морской воде *(Penilia avirostris)* важнее не морфологические, а осморегуляторные особенности вида. Пока еще немного данных о гидродинамике плавания кладоцер в водной среде (вязкой для них) в связи с их морфологией (Kerfoot, 1980; Zaret, 1980).

Экологические аспекты исследований отчасти рассмотрены выше. Пересчет обычной летней численности кладоцер (0,2 млн особей/м^2) на площадь внутренних вод (3 165 000 км^2) свидетельствует о мировой численности кладоцер порядка 10^{12} особей. Большая часть этого числа, в основном в умеренных широтах, приходится на виды родов *Bosmina* и *Daphnia*. В пелагиали виды этих родов в значительной мере формируют биологические процессы.

С многообразием местообитаний в литорали и с бедностью их в пелагиали связано наибольшее разнообразие кладоцер в литоральных биотопах (Macrothricidae, Chydoridae, часть Daphniidae, часть Sididae. Таблица). Выделяется ряд линий адаптивной радиации (Fryer, 1974), например, группы близких видов рода *Alona*. Некоторые сходные виды рода *Chydorus* являются примером «зачинающейся специализации» (“incipient specialization” — Fryer, 1968).

Установлено наличие естественных многократных межгодовых флуктуаций численности, в частности, в оз. Глубоком у пелагических (Матвеев, 1978) и литоральных кладоцер (Коровчинский, 1982 а). Исследовано количественное развитие планктонных кладоцер в озерах (Смирнов, 1973), рост и продукция ветвистоусых (Лебедева, 1968). Очень многочисленны отечественные полевые и экспериментальные исследования динамики численности и плодовитости кладоцер.

Число видов кладоцер в отдельных регионах

Кладоцеры	Мир 1	Евразия 2	С. Америка 3	Ю. Америка 4	Австралия 5
Chydoridae Stebbing (30 родов)	228	78	94	65	80
Macrothricidae Norman et Brady (17 родов)	79	26	19	32	26
Bosminidae Sars (2 рода)	16	11	4	6	2
Daphniidae Straus (5 родов)	39	19	29	21	23
Moinidae Goulden (2 рода)	21	10	8	7	7
Sididae Baird (8 родов)	39	18	8	13	9
Holopedidae Sars (1 род)	2	1	2	1	0
Polyphemidae Baird (1 род)	2	2	1	0	0
Cercopagidae M.— Boltovskoi et Podonidae M.— Boltovskoi (1 род+ +5 родов)	27	27	0	0	0
Leptodoridae Lilljebory (1 род)	1	1	1	0	0
Всего (73 рода)	454	193	166	145	147

Примечание: 1 — Смирнов, 1971, 1976; Zool. Record, 1969—1982; Смирнов, Тимз, 1983, 1984; Brooks, 1957. 2 — Смирнов, 1971, 1976; Zool. Record, 1969—1982; Brooks, 1957; Мануйлова, 1956. 3 — Смирнов, Тимз, 1984. 4 — Смирнов, Тимз, 1984; Smirnov, 1984 c; Matsumura — Tundisi and Smirnov, 1984. 5 — Смирнов, Тимз, 1984

Аспекты развития таксоценозов кладоцер в течение позднего плиоцена — голоцена изучены для ряда озер (Frey, 1964, 1979; Смирнов, 1978, 1981, 1984). Среди остатков беспозвоночных доминируют ветвистоусые ракообразные, в особенности босмины, хидорусы, *Biapertura affinis*, изредка — некоторые другие виды. Другие же виды всегда редки — например, *Alona quadrangularis, Sida crystallina.* Определенные танатоценозы, получившие даже свои названия, повторяются в разных водоемах (Смирнов, 1976).

Исследованы диапазоны факторов среды для существования ряда видов (Мяэметс, 1961 а, б), влияние токсических веществ на дафний (Лесников, 1967, 1971), методы культивирования (Богатова, 1974, 1980; Кокова, 1982). В результате проведенных исследований установлено, что образ жизни определенных кладоцер имеет морфо-функциональную основу. Это позволило создать эколого-морфологическое направление в исследовании ветвистоусых наряду с эколого-физиологическим, биоценологическим и т. д.

Выяснение морфо-функциональных основ филогенеза ветвистоусых затрудняется малой дифференцированностью сегментов тела, сравнительно небольшим числом конечностей, отсутствием стадий жизненного цикла (за исключением Leptodora), отсутствием данных о переходных формах к другим отрядам, отсутствием палеонтологического материала. Эмбриологические данные, суммированные О. М. Ивановой-Казас (1979), не дают четкого представления о родственных связях кладоцер и соседних групп. Ветвистоусые — миксоцельные животные; вторичная полость тела у них присутствует в виде антеннальной и максиллярной желез. Основой выяснения природы и происхождения кладоцер служат сравнительно-морфологические и зоогеографические данные. Уточнены наборы гомологичных структур как у разных видов, так и в различных конечностях одних и тех же видов. Обнаружены виды с необычным сочетанием признаков. Например, наличие полиэмбрионии в норме у партеногенетических самок австралийского *Archepleuroxus baylyi* Smirnov et Timms (Chydorinae), тогда как у остальных видов этого подсемейства нормально бывает по два партеногенетических яйца, а многочисленные партеногенетические яйца известны у представителей анцестральных подсемейств хидорид.

Предполагаемое происхождение кладоцер путем неотении совпадает с появлением у них способности к партеногенезу. Имеющиеся сейчас данные позволяют считать ближайшей к ветвистоусым группу *Conchostraca.* Дальнейшее изучение морфологии личинок последних и метамерии Cladocera, включая внутренние органы, будет способствовать уточнению этого представления.

Существенными надо считать данные о максилле (а значит, и о соответствующем сегменте), описанной для ряда представителей Sidoidea Н. М. Коровчинским (1982 а). При изучении макротрицид и хидорид были выявлены абдоминальные сегменты. Многого надо ожидать от изучения систем внутренних органов. Важным для обоснования системы кладоцер оказалось описание спермиев представителей многих родов (Wingstrand, 1978) и особенностей овогенеза (Макрушин, 1966—1985 гг.). Число хромосом изучено только у немногих представителей двух семейств (Zaffagnini, Trentini, 1975), а генетические исследования проведены в основном на дафниях (Manning et al., 1978; Гречаный, Сосунова, 1981; Лобков, 1985; Рувинский, Лобков, 1981; Сосунова, 1985). Из эколого-физиологических исследований надо отметить работы по осмотическим соотношениям гемолимфы, мочи и внешней воды, соответствующим регуляторным механизмам и проницаемости мембран (Хлебович, Аладин, 1976, Аладин, 1978—1985).

Перспективы исследований должны предусматривать развитие морфологических (включая внутренние органы), регионально-фаунистических, биоценологических, эколого-морфологических, а в дальнейшем

эколого-физиологических исследований, в том числе изучение обмена веществ и пигментов (Green, 1971); перспективно изучение жирового обмена.

Для выяснения филогении важно изучение макротрицид, имеющих ряд анцестральных черт. Изучение изменчивости кладоцер должно быть направлено на выявление пределов изменчивости видов с целью их дифференциации. Остается неопределенным место хищных кладоцер (Gymnomera) в системе ракообразных. Их признаки противоречат не только диагнозу отряда, но и диагнозу подкласса. С другой стороны, имеются черты, сближающие их с Cladocera.

Разработка исторической зоогеографии требует детального фаунистического изучения участков суши, предположительно составляющих центры происхождения, образующих мосты между континентами, а также регионов — предполагаемых частей крупных континентов прошлого, островов разного характера, а также слабо изученных регионов. В основном отпало представление о космополитизме большинства кладоцер. Необходимо специальное изучение предполагаемых случаев истинного космополитизма или очень широкого распространения для их подтверждения или опровержения (например, *Streblocerus serricaudatus*).

Ветвистоусые ракообразные продолжают оставаться объектом пристального внимания специалистов в ряде стран. Необходимо организационное развитие исследований ветвистоусых и других ракообразных, создание центров определения, справочных коллекций, дальнейшее расширение обмена типовым материалом, издание определителей, а в дальнейшем составление фундаментальных руководств по общей карцинологии и ее разделам.

Аладин Н. В. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. I // Зоол. журн.— 1982.— **61**, вып. 3.— С. 341—351; II — Вып. 4.— С. 507—514; III — Вып. 6.— С. 815—860.

Аладин Н. В. Амфиосмотические регуляции у эвригалинного ветвистоусого ракообразного Moina mongolica Daday // Гидробиол. журн.— 1983.— **19**, № 1.— С. 76—81.

Аладин Н. В., Коровчинский Н. М. Обоснование разделения семейства Sididae (Crustacea, Cladocera) на два подсемейства // Зоол. журн.— 1984.— **63**, вып. 9.— С. 1329—1336.

Аладин Н. В., Плотников И. С. Микрокриоскопическое исследование жидкости из максиллярной железы Daphnia magna Straus при акклимации к воде различной солености // Гидробиол. журн.— 1985.— **21**, № 4.— С. 62—65.

Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа.— Тбилиси, 1941.— 384 с.

Богатова И. Б. Руководство по промышленному культивированию в садках планктонных животных для кормления личинок и молоди рыб.— М., 1974.— 56 с.

Богатова И. Б. Рыбоводная гидробиология.— М.: Пищевая пром-сть, 1980.— 168 с.

Буторина Л. Т. Биология Polyphemus pediculus (L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1972.— 22 с.

Вальдивия Виллар Р. С. Фауна кладоцера Перу и некоторые морфологические и репродуктивные адаптации этих ракообразных: Автореф. канд. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1985.— 21 с.

Васильева Г. Л., Смирнов Н. Н. К экологии хидорид Байкала // Зоол. журн.— 1975.— **54**, вып. 9.— С. 1293—1305.

Васильева Г. Л., Смирнов Н. Н. К распределению эндемичных байкальских хидорид в Иркутском водохранилище // Там же.— 1978.— **57**, вып. 7.— С. 1090—1092.

Глаголев С. М. Морфология, систематика и географическое распространение ветвистоусых ракообразных рода Daphnia Евразии: Автореф. дис.... канд. биол. наук.— М., 1985.— 17 с.

Гречаный Т. В., Сосунова И. А. О некоторых генетических аспектах регуляции численности дафний // Эколого-физиологические исследования рыб Байкала.— Иркутск, 1981.— С. 144—163.

Зозуля С. С. Об образовании агрегаций у Bythotrephes longimanus (Leydig.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл.— 1976.— **30**.— С. 52—55.

Ибрашева С. И., Смирнова В. А. Кладоцера Казахстана.— Алма-Ата: Мектеп, 1983.— 136 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие.— М.: Наука, 1979.— 224 с.

Кокова В. Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных.— Новосибирск: Наука, 1982.— 168 с.

Коровчинский Н. М. О внутривидовой систематике Sida crystallina (Crustacea, Cladocera) Голарктики // Зоол. журн.— 1979.— 58, вып. 12.— С. 1778—1789.

Коровчинский Н М. Сравнительная морфология, экология и систематика ветвистоусых ракообразных надсемейства Ctenopoda фауны мира: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1982а.— С. 20.

Коровчинский Н. М. Материалы к систематике рода Diaphanosoma (Cladocera, Sididae) // Зоол. журн.— 1982 б.— **61**, вып. 5.— С. 690—698.

Кузичкин А. П. Влияние температуры на процессы размножения и жизненный цикл Leptodora Kindti: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1977.— 23 с.

Лесников Л. А. Дафнии как тест-организмы при установлении степени и характера влияния сточных вод на рыбохозяйственные водоемы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1967.— 21 с.

Лесников Л. А. Методика оценки влияния вод из природных водоемов на Daphnia magna // Методики биологических исследований по водной токсикологии.— М.: Наука, 1971.— С. 157—166.

Лебедева Л. И. Рост, размножение и продукция кладоцер водохранилищ : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1968.— 15 с.

Лобков Ю. И. Механизмы поддерживания полиморфизма при циклическом партеногенезе (на примере Daphnia pulex) // Микроэволюция : Сб. тез. I Всесоюз. конф. по проб. эволюции.— М., 1985.— С. 87.

Макрушин А. В. Ангидробиоз первичноводных беспозвоночных.— Л: Наука, 1985 а.— 101 с.

Макрушин А. В. Разнообразие в строении эфиппия у Macrothricidae (Crustacea, Cladocera) и вопрос о естественности этого семейства // Зоол. журн.— 1985 б.— **64**, вып. 2.— С. 212—216.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые раки фауны СССР.— М.; Л.: Наука.— 1964.— 327 с.— (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР; Т. 88).

Матвеев В. Ф. Структура зоопланктонного сообщества Глубокого озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М.,— 1978.— 25 с.

Мордухай-Болтовская Э. Д. Биология хищных кладоцер Leptodora kindtii (Focke) и Bythotrephes Leydig.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1962.— 19 с.

Мяэметс А. Х. Ветвистоусые (Cladocera) Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Тарту, 1961 а.— 24 с.

Мяэметс А. Х. Eesti vesikurbuliste (Cladocera) ökoloogiast ja fenologiast // Гидробиол. исследования.— 1961 б.— **2**.— С. 108—158.

Радзимовский В. Д. О нахождении на Украине подвидов Biapertura affinis (Leydig, 1860) (Crustacea, Cladocera) // Вестн. зоологии.— 1979.— № 5.— С. 88—91.

Рувинский А. О., Лобков Ю. И. Специальное исследование эстеральных генов и особенности их распространения в природных популяциях дафний // Генетика.— 1981.— **17**, № 8.— С. 1444—1453.

Смирнов Н. Н. Хидориды фауны мира.— Л.: Наука, 1971.— 531 с.— (Фауна СССР; Т. 1, вып. 2. Н. с., № 101).

Смирнов Н. Н. ред. Многолетние показатели развития зоопланктона озера.— М.: Наука, 1973.— 203 с.

Смирнов Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира.— Л.: Наука, 1976.— 237 с.— (Фауна СССР; Т. 1, вып. 3. Н. с., № 112).

Смирнов Н. Н. Зоологический анализ грунта континентальных водоемов.— М.: ВИНИТИ, 1984 а.— 145 с.— (Итоги науки. Зоология; Т. 8).

Смирнов Н. Н., Тимз Б. В. Фауна и зоогеографический состав Cladocera (Crustacea) Австралии // Зоол. журн.— 1984.— **63**, вып. 12.— С. 1792—1796.

Сосунова И. А. О межвидовых различиях в характере регуляции численности у дафний // Генетические и биохимические механизмы регуляции функционирования жив. систем.— Иркутск, 1984.— С. 44—49.

Стриганова Б. Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых.— М.: Наука, 1966.— 128 с.

Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты земли.— М.: Мысль, 1984.— 206 с.

Хлебович В. В., Аладин Н. В. Гипотоническая регуляция у беломорских ветвистоусых ракообразных Evadne nordmanni и Podon leuckarti // Журн. эволюц. биохимии и физиологии.— 1976.— **12**, № 6.— С. 591—592.

Brandlova J., Brandl Z., Fernando C. H. The Cladocera of Ontario with remarks on some species and distribution // Canad. J. Zool.— 1972.— **50**, N 11.— P. 1373—1403.

Brandorff G.-O., Koste W., Smirnov N. N. The composition and structure of rotiferan and crustacean communities of the lower Rio Nhamundá, Amazonas, Brazil // Studies neotrop. Fauna and Environm.— 1982.— **17**, N 2, 3.—P. 91—103.

Brooks J. L. The systematics of North American Daphnia // Mem. Connect. Acad. Art. Sci.—1957.— **53**.— 180 p.

Cannon H. G. On the feeding mechanism of the Branchiopoda. With an appendix on the mouth parts of the Branchiopoda // Phil. Trans. R. Soc. London. B.— 1933.— **222**.— P. 267—352.

Frey D. G. The taxonomic and phylogenetic signifciance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera) // Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol.— 1959.— **44**, H. 1.— P. 27—50.

Frey D. G. Remains of animals in quaternary lake and bog sediments and their interpretation // Arch. Hydrobiol., Bein., Ergebn. Limnol.— 1964.— N 2.— 114 p.
Frey D. G. Comparative morphology and biology of three species of Eurycercus (Chydoridae, Cladocera) with a description of Eurycercus macracanthus sp. nov. // Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol.— 1973.— **58**, N 2.— —P. 221—267.
Frey D. G. Cladocera analysis // Berglund B. E. / Ed. Paleohydrobiological changes in the temperate zone in the last 15 000 years. Subproject B. Lake and mire environments. Int. Geol. Correlat. progr. Project 158. 1979, Lund.— P. 227—257.
Frey D. G. The non-swimming Chydorid Cladocera of wet forests, with descriptions of a new genus and two new species // Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol.— 1980.— **65**, N 5.— P. 613—641.
Fryer G. The functional morphology and feeding mechanism of the Chydorid cladoceran Eurycercus lamellatus (O. F. Müller) // Trans. R. Soc. Edinb.— 1963.— N 14.— P. 335—381.
Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea, Cladocera) a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. R. Soc. London. B.— 1968.— **254**, N 795.— P. 221—385.
Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea; Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Ibid.— 1978.— **269**, N 898.— P. 137—274.
Goulden C. E. The systematics and evolution of the Moinidae // Trans. Amer. Phil. Sci., Philadelphia. N. S.— 1968.— **58**.— P. 6.— 101 p.
Green J. Pigments in Cladocera. Symposium on ecology of the Cladocera // Trans. Amer. Micr. Soc.— 1971.— **90**, N 1.— P. 115.
Hebert P. D. N. A revision of the taxonomy of the genus Daphnia in southeastern Australia // Austral. J. Zool.— 1977.— **25**.— P. 371—318.
Hebert P. D. N. Genus Daphnia. In: Smirnov N. N., Timms B. V. A revision of the Australian Cladocera // Rec. Austral. Muz.— 1983.— Suppl. 1.— P. 92—97.
Kerfoot W. C. / Ed. Evolution and ecology of zooplankton communities.— New England: Univ. Press, 1980.— 793 p.
Khalaf A. N., Smirnov N. N. On littoral Cladocera of Iraq // Hydrobiologia.— 1976.— **51**, N 1.— P. 91—94.
Manning B. J., Kerfoot W. C., Berger E. M. Phenotypes and genotypes in cladocera populations // Evolution.— 1978.— **32**, N 2.— P. 365—374.
Matsumura-Tundisi T., Smirnov N. N. Description of Alona broaensis sp. now. (Crustacea; Cladocera) // Hydrobiologia.— 1984.— **113**.— P. 327—329.
Smirnov N. N. Some comments in tropical littoral Cladocera, with a description of Alona incredibilis sp. nov. // Hydrobiologia.— 1984.— **113**.— P. 155—158.
Smirnov N. N., Timms B. V. A Revision of the Australian Cladocera (Crustacea) // Rec. Austral. Mus.— 1983.— Suppl. 1.— 132 p.
Van Der Klaauw C. J. Ecological morphology // Ecological studies and reviews.— Bibliotheca biotheoretica.— 1948.— **4**, fasc. 3.— 111 p.
Wingstrand K. G. Comparative spermatology of the Crustacea Entomostraca. 1. Subclass Branchiopoda // Kong. Dansk. Vidensk. selsk. Biol. Skrif.— 1978.— **22**, N 1.— 68 p., Pl. 1—20.
Woltereck R. Variation und Artbildung.— Bern, 1919.— 152 S.
Zaffagnini F., Trentini M. Osservazioni sul corredo cromosomico di alcuni dafnidi (Crostacei, Cladoceri) // Atti. Accad. Ist. Bologna, cl. sci. fis, rend. 1974—1975.— 1975.— **2**, N 2.— P. 45—50.
Zaret R. E. The Animal and its viscous environment. In: Kerfoot W. C. / Ed. Evolution and ecology of zooplankton communities.— New England: Univ. Press, 1980.— P. 3—9.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Получено 23.01.86